



Beiträge zur Kenntniss der Geryonopsiden- und ...

Carl Claus




SIGILL: COLL: HARVARD: CANTAB: NOV: ANGL: 1650.
CHRISTO ET ECCLESIAE

BEITRÄGE ZUR KENNTNISS

DER

GERYONOPSIDEN- UND EUCOPIDEN-ENTWICKLUNG.

Von

C. CLAUS.

Mit 4 Tafeln.

WIEN, 1881.

ALFRED HÖLDER,

K. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER,

Rothenthurmstrasse 15.

(Separat-Abdruck aus den Arbeiten des Zoolog. Institutes zu Wien, Tom. IV., Heft 1.)

Beiträge

zur

Kenntniss der Geryonopsiden- und Eucopiden-Entwicklung.

Von

C. Claus.

Mit 4 Tafeln.

1. Zur Entwicklung von Octorchis E. H.

Wie sehr unsere Kenntniss von der Ontogenie der Hydroid-Medusen noch im Argen liegt, dürfte am besten aus der grossen Medusen-Monographie E. Haeckel's[1]) erkannt werden. Sehen wir von einer Anzahl Oceaniden und Eucopiden, sowie von einigen Fällen directer Entwicklung der Geryoniden und Aeginiden ab, so finden wir in jenem Werke am Schluss der Species-Diagnosen die Rubrik Ontogenie stets mit „unbekannt" ausgefüllt. Ganz besonders trifft dies ungünstige Verhältniss für die zweite Abtheilung der Eucopiden, welche Agassiz's Familie der Geryonopsiden (Eutimiden und Ireniden Haeckel's) entspricht, sowie für die Aequoriden zu. Aus der erstgenannten Familie, welche 11 Gattungen enthält, wurde bislang von Al. Agassiz[2]) die auf Generationswechsel beruhende Ontogenie nur für zwei Arten, für Laodicea calcarata Al. Ag. und Melicertum campanula Esch. nahezu vollständig festgestellt, während von den Aequoriden und Geryonopsiden nur je eine einzige

[1]) E. Haeckel, Das System der Medusen. Erster Theil einer Monographie der Medusen. Jena 1879.

[2]) Al. Agassiz, North American Acalephae, Cambridge 1865, pag. 124, Fig. 190—194, pag. 210—214.

Art mit einer ungenügend bekannten Hydroidenamme in Verbindung gebracht werden konnte. Aus der Aequoriden-Familie will Str. Whright[1]) die Entwicklung der Larve von Aequorea (Zygodactyla) vitrina zu einem kleinen Campanulina-Polypen verfolgt haben; über die Medusenknospung desselben lässt er uns jedoch völlig im Dunkeln. Aus der Geryonopsidengruppe wurde bislang nur die Entwicklung des Tima-Eies zu einem kleinen Campanulina-Polypen von Al. Agassiz[2]) beobachtet, die Knospenbildung blieb jedoch auch hier ganz unbekannt.

Wenn man mit diesem Stande unserer Unkenntniss die extensive Ausbildung vergleicht, welche das Formengebiet der Hydroiden durch die Untersuchungen so zahlreicher ausgezeichneter Forscher gewonnen hat, so wird man den Grund des bestehenden Missverhältnisses lediglich in der ausserordentlichen Schwierigkeit finden können, mit welcher die Feststellung der Entwicklungsgeschichte in jedem einzelnen Falle zu kämpfen hat. Nur selten gelingt die Zucht der freischwimmenden Larve aus dem befruchteten Ei und deren Verfolgung bis zum Ammenpolypen und dessen Hydroidenstöckchen. Das letztere erzeugt aber nur unter besonders günstigen Bedingungen und zu bestimmter Jahreszeit Medusen, welche sich in der Regel als ganz unreife Formen lostrennen und oft eine lange Reihe von Umwandlungen bis zur Geschlechtsreife erfahren. Unter solchen Verhältnissen wird man es schon als einen Fortschritt betrachten müssen, wenn es gelingt, einzelne Stadien der Entwicklungsreihe festzustellen, und die fehlenden Zwischenglieder durch möglichst vorsichtige Schlussfolgerungen zu ergänzen. Diesen Weg der Behandlung glaube ich in der vorliegenden auf Geryonopsiden-Entwicklung bezüglichen Arbeit, welche in der directen Feststellung der Thatsachen einige Lücken enthält, diese aber mit einer gewissen an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit ergänzt, mit Erfolg eingeschlagen zu haben.

Im April und Mai des verflossenen Jahres fand ich in Aquarien, in welchen zeitweilig geschlechtsreife Octorchis Gegenbauri = campanulatus, und Irene pellucida, sowie auch die schöne adriatische Aequoride, Aequorea Forskalea, aufbewahrt worden waren, kleine Polypenstöckchen, deren Form und feinerer Bau mit der Campanulariden-Gattung Campanulina Van Beneden einige Aehnlichkeit zeigte. Langgestielte Polypen

[1]) Strethill Whright, Journal-Microsc. Science III, pag. 45, Taf IV, Fig. 1—6. Hinck's Brit. Hydr. Zooph. 1868, pag. 193, Taf. 38, Fig. 2.

[2]) Al. Agassiz, l. c. pag. 115, Fig. 171 und 172.

(Hydranthen) erheben sich auf verästelten, die Befestigung vermittelnden Stolonen, deren Peripherie von einem cuticularen, mehr oder minder abgehobenen Periderm bekleidet wird (Taf. I, Fig. 1). Wie bei Campanulina besitzen die Polypen eine conische, beziehungsweise kragenartig umstülpbare Proboscis, während die Basis der überaus contractilen Tentakel, von einem zarten ektodermalen Hautsaume umwoben wird. Was den Polypenstock aber sofort unterscheidet, ist der völlige Mangel der zarten Hydrothek, welche bei Campanulina die Basis des Polypenköpfchens umgibt und eine scharfe Abgrenzung zwischen Stiel und Polypenleib ermöglicht. In unserer Form gehen Stiel und Polypenleib continuirlich in einander über. Auch entbehrt der Stiel einer Ringelung und ist von den Stolonenzweigen nicht scharf abgrenzt (Fig. 2). Ist schon durch die hervorgehobene Abweichung in der gesammten Erscheinung die generische Verschiedenheit von Campanulina wahrscheinlich gemacht, so wird dieselbe unabweisbar durch das Verhalten der Medusengemmen, welche zwar von einer zarten Hülle umschlossen sind, sich aber nicht auf längeren oder kürzeren Stielen an den Stolonen oder Zweigen des Stockes erheben, sondern, ähnlich wie bei den Coryniden, am Polypenleib selbst hervorsprossen. Ich werde das bisher unbekannt gebliebene Ammenstöckchen als „Campanopsis“ bezeichnen.

Man könnte nach dem Vorausgeschickten in Zweifel sein, ob die fraglichen Ammenstöckchen überhaupt zu den Campanularien gehören, da sie ja eines wesentlichen Charakters dieser Hydroidpolypen. des Kelches oder doch der Hydrotheca entbehren und auch in der Knospenbildung insbesondere den Coryniden unter den Tubulariden sich annähern. Indessen schliesst sich unsere Polypenform auch dem feineren Baue nach an Campanulina an, und in gleicher Weise spricht die Beschaffenheit ihrer Sprösslinge, junger Randbläschen-Medusen, für die Zugehörigkeit zu den Campanulariden, ohne dass freilich eine absolute Grenzbestimmung möglich erscheint. Form-Gestaltung und feinerer Bau unseres Polypenstockes, welcher eine Zwischenstellung zwischen Campanulariden und Tubulariden einnimmt, beweisen, dass eine scharfe Abgrenzung beider Gruppen von Hydroidpolypen nicht möglich ist.

Bezüglich des feineren Baues von Campanopsis kann ich mich auf eine kurze allgemeine Darstellung beschränken, da bereits sehr eingehende histologische Arbeiten über verwandte Hydroidpolypen vorliegen. Das cuticulare Periderm erlangt nur an den Stolonen eine ansehnliche Stärke und hebt sich an manchen Stellen in

Form blasiger Auftreibungen ab. Die Oberfläche erscheint hier nicht glatt, sondern durch zahlreiche feine Falten uneben. An der Basis der Polypenstiele wird die Peridermbekleidung zarter und geht allmälig in den dünnen Grenzsaum über, welcher noch am Ektoderm des Polypenkörpers nachweisbar bleibt und im Zustande der Contraction Querfalten bildet.

Auch das innere Skelet, die Stützmembran zwischen Ektoderm und Entoderm, tritt ebenso deutlich an den Tentakeln wie am Polypenleib hervor. Das Ektoderm repräsentirt eine verhältnissmässig dünne Gewebsschicht mit einzelnen zarten kleinen Kernen und länglich ovalen Nesselkapseln (Fig. 3). An einzelnen Stellen des Polypenleibes sind die Nesselkapseln zu dichten Gruppen angehäuft und veranlassen schwach convexe Auftreibungen am Ektoderm, „Nesselpolster" (Nw.), wie sie auch an der Oberfläche vieler Acalephen auftreten. Das Vorkommen dieser kleinen Schutzeinrichtungen dürfte mit dem völligen Ausfall der Thecalbecher im Zusammenhange stehen (Fig. 5 Nw.). In grosser Menge liegen im Ektoderm längliche ovale drüsige Körnchenzellen, welche bisher bei Hydroidpolypen wenig beachtet sind, obwohl sie gewiss wie bei den Siphonophoren (Fig. 3 Drz.) allgemein verbreitet sind. Vereinzelt treten dieselben auch an dem die Tentakelbasis umziehenden Randsaum auf. Derselbe wird von einer überaus zarten Ektodermduplicatur gebildet, in welcher ausser den Zellkernen beider Lamellen noch vereinzelte Nesselkapseln und spindelförmige Körnchenzellen (Drz.) eingelagert sind.

In der Tiefe des Ektoderms findet sich am Polypenleib, sowie an den Tentakeln eine Schicht zarter Längsmuskelfasern (Fig. 3 Mf.) gesondert, welche besonders schön im Zustande der Erschlaffung an den langgezogenen Tentakeln nachweisbar sind. Da wo die Peridermröhre das Ektoderm überkleidet, also an den Stolonen und am Grund der Polypenstiele, scheinen die Muskelfasern ganz zu fehlen.

Das Entoderm stellt eine viel höhere Gewebslage dar, deren Zellen an verschiedenen Partien des Polypenstöckchens einen verschiedenen Charakter zeigen. Sehr hoch und umfangreich erscheinen dieselben am Polypenstiel, wo sie eine grossblasige Beschaffenheit annehmen und den inneren Hohlraum bis auf einen engen Canal verdrängen. Der kleine Kern liegt in dem von Zellsaft umgebenen Protoplasmanetz der Zellwand angedrängt (Fig. 5). In den Stolonen, wie auch in der Stielbasis sind die kleineren Entodermzellen von grösseren Körnern, wahrscheinlich Reservestoffen zur

Ernährung, erfüllt und auch an dem bauchig aufgetriebenen Theil des Polypenleibes, welcher die Magenhöhle enthält, liegen grössere und kleinere Körner im Protoplasma der Entodermzellen eingelagert. Dieselben färben sich mit Carminbehandlung intensiv, und dürften zum Theil Eiweisskörper sein. Das Protoplasma dieser unregelmässig cylindrischen, grosse Vacuolen und reichlichen Zellsaft enthaltenden Zellen liegt meist der freien nach dem Lumen gekehrten Seite zugewendet und gewinnt an manchen Stellen durch Aufnahme von Pigmentkörnchen eine dunkelbraune Färbung, welche sich bis in die Zellen des Rüssels erstreckt. An demselben treten schon unter schwacher Vergrösserung gewöhnlich dunkle Streifen auf, welche Längswülsten des Pigmentkörnchen enthaltenden Entodermbelags entsprechen. Diese erstrecken sich wenigstens theilweise in die Magenhöhle hinein und erreichen hier einen viel bedeutenderen Umfang.

Ein ganz anderes, übrigens von anderen Hydroidpolypen, wie besonders von Coryniden und Campanulariden bekanntes Verhalten zeigen die Entodermzellen im Innern der Tentakelarme, deren Achse sie in Form eines einreihigen Zellenstranges erfüllen. An der umsäumten Tentakelbasis erreichen diese, Chordazellen ähnlichen, Stützzellen den grössten Umfang, während sie nach dem distalen Ende an Grösse allmälig abnehmen.

Die derbe Membran umschliesst einen wasserklaren, flüssigen Inhalt, in welchem von dem spärlichen, meist central gelegenen, den kleinen Kern enthaltenden Protoplasmarest zarte, hie und da körnchenhaltige Stränge nach der Zellwand ziehen (Fig. 3). Die Form der Zellen unterliegt nach dem Contractionszustand der die Stützmembran bekleidenden Muskelschichte einem ausserordentlichen Wechsel, welchem das Aussehen des Ektoderms parallel geht. Im gestreckten Zustande des Tentakels erscheint dasselbe als gleichmässig dünne Gewebslage im zarten glatten Grenzsaume, an welchem die mehr oder minder ringförmig gruppirten Nesselorgane mit ihren Cils als kleine Höcker hervorragen (Fig. 4). An dem terminalen stark verjüngten Tentakelabschnitte heben sich die Nesselringe, von denen mehrere auf eine entodermale Achsenzelle kommen, im mässig contrahirten Zustande fast quirlförmig ab (Fig. 4). Verkürzt sich der Tentakel durch die Contractionen der Längsmuskeln auf einen Bruchtheil der bei der Extension erreichten Länge, so erscheint der Endabschnitt des Tentakels knopfförmig verdickt, und der entodermale Grenzsaum zwischen den dicht gedrängten Ringen von Nesselkapseln quer gefaltet, Erscheinungen,

die wir in sehr ähnlicher Weise an den Tentakeln von Campanularia-Arten beobachten.

Die Medusengemmen entstehen, wie bereits erwähnt, am Polypenleib selbst, und zwar an dem bauchig aufgetriebenen Mittelabschnitt, welcher einige wenige, zuweilen in zwei, seltener drei Querreihen angeordnete Knospen treiben kann (Fig 1 und 2 M.). Dieselben erheben sich als zweischichtige rundliche Auftreibungen, deren Basis bald in einen langen cylindrischen Stiel mit grossblasigem Entoderm auswächst, und entwickeln sich ähnlich wie die bislang bei Hydroiden und Siphonophoren näher untersuchten Medusengemmen. Noch bevor der Subumbrellarraum entsteht, hebt sich vom Ektoderm eine Lage flacher Zellen zur Bildung der Theca ab, welche eine äussere Cuticularschicht gewinnt und im Umkreise der sich weiter entwickelnden Meduse eine geschlossene Mantelhülle bildet (Fig. 6 bis 9).

Die Anlage der vier Radiärgefässe erfolgt wie bei Podocoryne und Sarsia, sowie bei den Schwimmglocken der Siphonophoren. Während sich der Knospenkern (Fig. 6 Kk.) zur Bildung der subumbrellaren Höhle verflüssigt, wuchert eine centrale Erhebung als Anlage des Mundstieles hervor. Frühzeitig schon erheben sich am Ende zweier gegenüberliegenden Radialgefässe schlauchförmige Auftreibungen, die Anlagen der primären Randtentakeln, welche die unregelmässig vierseitige Form der Medusengemme veranlassen. Später entstehen auch in den alternirenden Radien Randauftreibungen, sowie zwischen diesen und den Haupttentakeln je zwei Randbläschen (Ot.) nebst kleinen Zwischenwülsten, den Anlagen zu neuen Randfäden, so dass die nunmehr mit weitem, mässig langem Stiel am Polypenleib ansitzende Knospe als junge Randbläschenmeduse erkannt wird (Fig. 9).

Die aus der Brutkapsel frei gewordene Meduse (Taf. II, Fig. 10) lässt sich am besten dem glockenförmigen Sprösslinge der Campanulina acuminata Hinck's an die Seite stellen, welche die Amme von Phialidium varabile sein soll. Wie diese trägt sie zwei lange gegenständige Tentakeln und acht adradiale Gehörbläschen am Rande der glockenförmigen, mit zahlreichen kleinen Nesselkapseln besäten Umbrella. Was sie aber sofort von dem Campanulina-Sprössling unterscheidet, ist das Vorhandensein von soliden Marginalcirren, wie wir sie am Rande der Geryonopsiden so häufig antreffen. Unsere Meduse verhält sich somit in dem Randbesatz der Umbrella zu jenem, wie Saphenia unter den Geryonopsiden zur Eucopidengattung Saphe-

nella. Nun gibt es allerdings auch unter den Eucopiden s. str. Gattungen mit Marginalcirren wie Phialis, Mitrocoma und andere; da dieselben aber dem Gebiete der Adria, soweit die seitherigen Beobachtungen reichen, nicht angehören, so dürften sie bei der Zurückführung von Campanopsis und dessen Medusensprössling nicht weiter zu berücksichtigen sein.

Was die Grösse, die Gestaltung und Structur der freigewordenen Meduse anbelangt, so erreicht dieselbe bei einem Durchmesser von nahezu 1 Mm. am Scheibenrande die Höhe von etwa $1^1/_4$ Mm. Die Nesselkapseln, welche im Ektoderm der Umbrella zerstreut liegen (Fig. 10), sind gestreckt-oval und stimmen mit den Nesselkapseln überein, welche im Nesselknopf der Spiralcirren eingelagert sind (Fig. 13).

Die Gallertlage der Umbrella zeigt an der Magendecke noch keine die Anlage des Magenstieles andeutende Vorwölbung, ist im Gegentheil etwas concav ausgehöhlt. Das centrale Mundrohr erreicht kaum die halbe Länge der Glockenachse, hat eine cylindrische, am Ursprung vierseitige Gestalt und endet gerade abgestutzt ohne Spur von Mundarmen. Die relativ grossen, von flachen Zellen ausgekleideten Gehörbläschen enthalten nur einen einzigen Otolithen (Fig. 12). Während die Basis der beiden Haupttentakeln einen Fortsatz des Gefässraumes enthält, sind die Randcirren mit ihrem terminalen Nesselknopf solid und mit einer Reihe heller Achsenzellen erfüllt. Der flach-walzenförmige Nesselknopf am Ende des Cirrus ist sanft gebogen und mit 2 Reihen von Nesselkapseln bewaffnet, deren Spitzen als kleine Zacken hervorragen (Fig. 13).

Leider gelang es mir nicht, die kleinen Medusen durch directe Züchtung in ihrer weiteren Entwicklung zu verfolgen. Obwohl dieselben in geräumigen, mit bestem Seewasser und dem erforderlichen Ernährungsmaterial (Infusorien und kleine Copepoden) versehenen Aquarien gehalten wurden, gingen sie sämmtlich im Verlaufe einiger Wochen zu Grunde.

Der Weg, welcher unter den gegebenen Verhälltnissen bei Ausschluss directer Züchtung zur Bestimmung des aufgeammten Sprösslings einzuschlagen war, musste die Vergleichung der drei oben genannten Medusen und ihrer Larvenformen zum Ausgangspunkt haben. Ich habe mich daher bemüht, die Entwicklung der letzteren in nahezu vollständiger Reihe möglichst weit bis zu den jüngsten Studien zurück zu verfolgen. Die Triester Aequoride, welche mit der mediterranen Aequorea Forskalea identisch ist, kann von vorneherein mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Die

jüngsten mir bekannt gewordenen Larven mit vier Radialcanälen weichen so sehr von dem Campanopsis-Sprössling ab, dass sie schlechterdings nicht als eine Entwicklungsstufe des letzteren in Betracht kommen können.

Anstatt der dünnen Gallertschicht besitzt die Umbrella der Aequorea-Larve einen hocherhobenen, fast kegelförmigen Gallertkern, dessen Subumbrellarfläche, dem Magenraum entsprechend, ausserordentlich niedrig bleibt. Der Rüssel wird durch den bereits krausenförmig gefalteten Rand des weiten Mundes vertreten, der sich freilich auch zur Bildung eines kurzen, vier Mundlippen tragenden Zapfens zusammenziehen kann.

Am Schirmrande erheben sich vier längere und mit denselben alternirend ebensoviel kürzere Tentakeln, denen die vier Radiärgefässe, sowie die vier Anlagen zu Zwischengefässen entsprechen. Auch die Zahl der Gehörbläschen ist eine, wenn auch nicht gleichmässig in jedem Quadranten, vermehrte. Jede Spur von Spiralcirren fehlt, welche unter den Aequoriden überhaupt nur bei der amerikanischen Gattung Halopsis L. Ag. vorkommen. Dazu kommt endlich der Umstand, dass das junge von Whright aus dem Eie von Aequorea vitrina gezogene Polypenstöckchen eine Campanulina ist.

Somit bleiben nur die beiden Geryonopsiden Irene pellucida Will und Octorchis Gegenbauri E. H. = campanulatus Cls. zur Vergleichung zurück. Ueber die Metamorphose derselben liegen bislang noch keine näheren Beobachtungen vor.

Die einzige bekannte Angabe über Irene- oder Tima-Larven findet sich in dem Werke von Al. Agassiz [1]) und betrifft die amerikanische Tima formosa, aus deren Eiern dieser Forscher einen kleinen Polypen vom Typus der Campanulina gezogen haben will. Al. Agassiz berichtet freilich auch über eine pelagisch gefischte, grosse (circa 36 Mm. im Durchmesser) Jugendform dieser Tima, welche einen kurzen Magenstiel, einen Rüssel mit vier wenig gekräuselten Mundlippen besitze und 16 kurze Randtentakel trage, der Marginalbläschen dagegen noch vollkommen entbehre. Die letztere, an sich schon höchst auffallende Angabe liefert mir angesichts meiner eigenen Beobachtungen über junge Timaformen den Beweis, dass sich Al. Agassiz's vermeintliche Timalarve auf eine ganz andere Meduse, vielleicht aus der Thaumantiaden-Familie bezieht, jeden-

[1]) Al. Agassiz, pag. 114 und 115 l. c. Fig. 169—172.

falls aber nicht zu Tima, oder überhaupt zu einer Geryonopside gehört.

Ich habe die Ontogenie der Irene[1]) pellucida, welche sich von der amerikanischen Tima in erster Linie durch den absoluten Mangel von Spiralcirren am Scheibenrand, auch durch eine flachere Umbrella und kürzeren Magenstiel unterscheidet, soweit dieselbe die Entwicklung der freien Meduse betrifft, in vollständiger Reihe verfolgt und werde dieselbe in einem späteren Capitel eingehend darstellen. Nach den Resultaten dieser Beobachtungen kann der Medusensprössling von Campanopsis nicht auf Irene zurückgeführt werden, und es bleibt somit nur Octorchis als das zu unserem Ammenstock gehörige Geschlechtsthier zurück, unter der Vorraussetzung freilich, dass die Keime zur Bildung der Campanopsis-Stöckchen nicht zufällig in das Wasser übertragen wurden. Ein näherer Vergleich der Octorchislarven mit dem oben beschriebenen Medusensprössling bestätigt in der That die als wahrscheinlich abgeleitete Beziehung, und nur die nahe verwandte Saphenia, deren Jugendzustände von denen der Octorchis kaum zu unterscheiden sein möchten, könnte, falls die Eier von aussen in den Wasserbehälter gelangt wären, neben Octorchis noch in Betracht kommen. Saphenien sind jedoch in der Adria verhältnissmässig selten. Ich vermochte zudem die Zwischenglieder unserer Larve und der geschlechtsreifen Octorchis in vollständiger Reihe zu verfolgen. Die jüngste Larve (Taf. II, Fig. 14), welche ich im Freien auffischte und auf Octorchis beziehe, zu der sie in continuirlicher Reihe fortschreitender Phasen hinführt, wiederholt bei einem Durchmesser von $1^1/_2$ Mm. genau die Randgestaltung der Campanopsismeduse, indessen erscheint die Glocke, in deren Ektoderm sich die kleinen Nesselkapseln zum Theil noch erhalten haben, etwas flacher und die etwas grösser gewordenen Cirrenwülste im weiteren Abstand entfernt. Die Anlage des Magenstiels ist noch nicht bemerkbar. Die 8 Randbläschen liegen nicht mehr

---

[1]) Die Gattungen Irene Esch. und Tima Esch. unterscheiden sich nach E. Haeckel durch die Länge des Magenstiels und der Gonaden, welche bei Irene nur einen Theil der Radiär-Canäle, bei Tima die ganze Länge derselben bis zum Magen einnehmen. Nesselwarzen und Spiralcirren werden beiden Gattungen zugeschrieben, obwohl sie für die amerikanischen Irene-Arten (I. coerulea und gibbosa Ag.) nicht beschrieben sind. Ich finde aber auch für die europäischen Arten (I. pellucida Will und viridula Esch.) von den Autoren Spiralcirren weder erwähnt noch abgebildet und möchte daher in dem Mangel der Spiralcirren zwischen den Tentakeln den vornehmlichen Unterschied der Gattung Irene gegenüber Tima erkennen.

genau intermediär, sondern den primären Radien mehr genähert. Eine kleine Auftreibung neben dem einen oder andern Ocellus, und zwar stets an derjenigen Seite, welche dem secundären Radius zugewendet ist, bezeichnet die Anlage eines Nebentuberkels (Tw.). Bei etwas grösseren Larven sind diese 8 Anlagen in allen 4 Quadranten gleichmässig vorhanden.

Aeltere Larven (Taf. II, Fig. 15), schliessen sich ihrer Gestaltung nach genau den beschriebenen Formen an und besitzen wie diese zwei einander gegenüberstehende perradiale Tentakeln, indessen bei einer immerhin noch stark gewölbten Umbrellarglocke (von circa 2 Mm. bis $2^1/_2$ Mm. Durchmesser) einen ganz kurzen im Entstehen begriffenen Magenstiel, welchem der contractile, fast geradlinig abgestutzte Rüssel aufsitzt. Am Randsaum finden sich in jedem Quadranten ausser dem die mittleren Cirren tragenden Marginaltuberkel, welcher die Form der beiden grösseren perradialen Tentakelwülste wiederholt, zwei seitliche kleinere Nebentuberkeln stets innerhalb des von dem Gehörbläschenpaar begrenzten intermediären Feldes. Auch diese kleinen Nebentuberkeln (Tuberkel dritter Ordnung) besitzen jetzt schon eine seitliche Cirren-Anlage. Die junge Medusenlarve steht, wie wir sehen werden, morphologisch der Irenelarve ausserordentlich nahe, nur dass sie nicht vier, sondern zwei Randtentakeln, sowie ferner Spiralcirren trägt, dagegen der Anlage neuer Gehörbläschen am Rande entbehrt. Im Vergleich zu der von Campanopsis stammenden Meduse erscheint demnach — von der bedeutenden Abflachung der Schwimmglocke und dem in der Bildung begriffenen längeren oder kürzeren Magenstiel abgesehen — der Fortschritt vornehmlich durch die Einschiebung zweier Marginaltuberkeln nebst Cirren-Anlagen in jedem Quadranten bezeichnet. Freilich können auch jetzt schon die beiden anderen perradialen Tentakeln als kleine Fäden hervorgewachsen sein.

Larven von circa 3 Mm. Scheibenbreite (Fig. 16) besitzen in der Regel vier Randfäden, von denen die beiden neugebildeten freilich noch stummelförmig sind, oder doch dem älteren gegenüber an Umfang zurückstehen. Ausnahmsweise können auch jetzt noch die beiden Tentakeltuberkel persistiren, während in anderen Ausnahmsfällen die Tentakeln schon an jüngeren Larven hervorgewachsen sind. Ein weiterer Fortschritt zeigt sich in der bedeutenderen Länge des trichterförmigen Magenstiels (MSt.) und in dem Auftreten eines Cirren-tragenden Randwulstes zur Seite des Gehörbläschens, so dass jeder Quadrant nunmehr fünf Tuberkeln besitzt

von denen die beiden äusseren zwischen Gehörbläschen und perradialem Tentakel liegen. An den grösseren Formen bemerkt man auch zwischen Intermediärtuberkel und Nebentuberkeln kleine Randauftreibungen, die Anlagen von zwei neuen Randwülsten (W.), welche den in der Regel früher entstandenen Tuberkeln zwischen Gehörbläschen und Tentakel im nächst älteren Stadium (Fig. 17) an Grösse gleichkommen.

Wenn die Larve einen Durchmesser von $3^1/_2$ bis 4 Mm. erreicht hat, so sind wohl ausnahmslos die vier primären Tentakeln so ziemlich von gleicher Grösse (Taf. I, Fig. 17). Vor Allem hat die Bildung des Magenstiels bedeutende Fortschritte gemacht, und an Stelle des noch kurzen Kegels, wie wir ihn bei jüngeren Larven antreffen, tritt im Glockengrunde ein langgestreckter Gallertzapfen hervor, dessen Ende das kurze aber weite Magenrohr mit seinem nur wenig gefalteten Mundrand trägt. Der terminale Abschnitt des Magenrohres zeigt jetzt schon die Anlagen zu den vier unteren Gonaden, welche somit weit früher als die vier Gonaden der Subumbrellarwand auftreten und in etwas späteren tetranemalen Stadien schon reife Eier enthalten können, wenn die vier letzteren Gonaden noch kaum als Anlagen bemerkbar sind. Am Scheibenrande finden sich jetzt in jedem Quadranten sieben Tuberkeln (mit ansitzenden Randcirren), von denen der intermediäre welcher später zu einem Tentakel auswächst, bei weitem den bedeutendsten Umfang besitzt.

Aeltere Larven von 4 bis 5 Mm. Scheibendurchmesser zeigen ihre Randtuberkeln nebst zugehörigen Cirren in verschiedener Zahl vermehrt und die Gonaden-Anlagen weiter ausgebildet.

Zunächst treten — in manchen Fällen freilich schon gleichzeitig mit den ersterwähnten Wülsten — zur Seite der perradialen Tentakeln neue Tuberkelanlagen auf, und es sind dann in jedem Quadranten neun Wülste, beziehungsweise Cirren tragende Tuberkel vorhanden, von denen die beiden äussersten jederseits dem Randsegment zwischen Gehörbläschen und Tentakel angehören.

Bald schieben sich auch in dem intermediären Felde des Quadranten, sowie abermals an jedem Seitenfeld, welches überhaupt beim weiteren Wachsthum begünstigt erscheint, neue Tuberkel-Anlagen ein, so dass die circa $5^1/_2$ Mm. breiten, noch immer tetranemalen Medusen in jedem Quadranten 12 bis 14 Tuberkeln mit ansitzenden Spiralcirren (Taf. II, Fig. 18) besitzen. Die vier Gonaden der Subumbrellarwand freilich sind noch immer zurückgeblieben und kaum als Anlagen nachweisbar, während

sich die des Magenstiels zu bedeutender Länge ausgedehnt haben und dem Anschein nach reife Eier enthalten können. Erst bei einem Durchmesser von 7 bis 8 Mm. der jugendlichen Octorchis erscheinen auch die subumbrellaren Gonaden soweit entwickelt, dass Geschlechtsstoffe in denselben nachweisbar sind; erst jetzt würde unsere Form der Gattung Octorchidium entsprechen, welche freilich nach E. Haeckel der Randwülste und Spiralcirren ganz entbehren [1]) soll. Die Zahl der Randwülste zwischen je zwei benachbarten Tentakeln beläuft sich auf etwa 20 bis 25.

In jedem Quadranten ragt der intermediäre Tuberkel an Umfang hervor. Zwischen Otolithenbläschen und Tentakel liegen in der Regel 5 oder 6 Tuberkeln, und nahezu eben so gross ist die Zahl derselben zwischen Otolithenbläschen und Intermediär-Tuberkel. Etwa 6 bis 8 Otolithen erheben sich, in Form eines Halbringes angeordnet, an der Innenwand des querovalen Bläschens.

Die octonemalen Formen besitzen oft keinen grösseren Umfang des Schirmes und nahezu die gleiche Zahl der Randgebilde. Häufiger freilich erreichen sie die Breite von 9 bis 10 Mm. ihres gewölbten, übrigens nach dem Contractionszustande der Subumbralmuskeln variirenden Schirmes. Dann ist auch die Zahl der Tuberkeln eine vermehrte, indem man zwischen Randbläschen und Tentakel meist 7 bis 8 Erhebungen zählt. Es würden sich daher am gesammten Schirmrand etwa 120 Nesselwülste oder Tuberkeln finden, dieselbe Zahl, welche auch E. Haeckel als Maximum von Randwülsten für O. campanulatus angibt.

Freilich heisst es in der Diagnose: „Am Schirmrande 100 bis 120 Paar Tuberkeln", da die intravelaren Kegel, welche sich regelmässig am Grunde der Tuberkeln erheben, als eine gesonderte Reihe von subumbralen Wülsten betrachtet werden. Nach meinen, nicht nur auf Octorchis, sondern auch auf Irene, Tima, Phialidium und Aequorea bezüglichen Beobachtungen kann

[1]) Ich glaube gegen die Richtigkeit dieser Angabe bescheidene Bedenken erheben zu müssen. Nicht selten kommt es auch in den entsprechenden und in jüngeren Octorchisstadien vor, dass in ihrer Form gut erhaltene Exemplare keine Cirren und Wülste des Randes mehr aufweisen, und bewahre ich mehrere derselben als mikroskopische Präparate. In Wahrheit handelt es sich bei denselben nur um Veränderungen, die der Scheibenrand nach dem Absterben des Thieres erfahren hat, dessen Randsaum dann gleichmässig verdickt erscheint. Als einzige Octorchidium-Art wird von E. Haeckel die mediterrane O. tetranema beschrieben und deren Durchmesser auf 3 Mm. angegeben. Man erfährt jedoch nichts über den Reifezustand der Geschlechtsstoffe in den Gonaden, die als linear bezeichnet werden.

diese Auffassung nicht aufrecht erhalten werden. Vielmehr sind die subumbralen Papillen (Fig. 19 Sw.) als einwärts gelegene Erhebungen der Randtuberkeln zu betrachten, wie sich aus der Entwicklung, welche ich später für Tima näher besprechen werde, ohne weiteres ergibt. Diese kleinen Wülste mit ihrem verdickten Entodermbelag (des Ringgefäss-Abschnittes) können ganz flache und geschlossene Erhebungen bleiben (Phialidium) oder warzenförmige Nesselzellen besetzte Höcker bilden, welche terminal geöffnet sind und Excretionsstoffe des verdickten drüsigen Belages von Entodermzellen nach aussen treten lassen. Das letztere Verhalten trifft auch für Octorchis zu, wenn auch die terminale Oeffnung des Porenhöckers viel kleiner und schwieriger nachweisbar als bei Irene und Aequorea ist. Auch hier erscheinen die zugehörigen Entodermzellen des Randwulstes blasig aufgetrieben und an der dem Gefässlumen zugekehrten Hälfte mit dunkeln Körnchen erfüllt (Fig. 19 En.).

Die Spiralcirren sitzen immer an den Seiten der Tuberkeln, niemals zwischen denselben, wie E. Haeckel angibt und in einer ziemlich schematisch gehaltenen Abbildung (E. Haeckel l. c. Taf. XIII, Fig. 11) darstellt, sie enthalten wie die gleichen Anhänge der Larve eine axiale Reihe von entodermalen Stützzellen, die nach dem freien das Nesselbürstchen tragenden Ende hin schmaler und schmächtiger werden.

Ohne Zweifel fällt die adriatische Octorchis, welche ich früher [1]) als Liriopsis campanulatus beschrieben hatte, mit der schon früher von E. Haeckel beschriebenen O. Gegenbauri des Mittelmeeres der Art nach zusammen. Weder nach Form und Grösse, noch nach der besonderen Gestaltung irgend welcher Organe ist ein erheblicher und constanter Unterschied nachweisbar. Vergleicht man eine grössere Zahl von Exemplaren, so überzeugt man sich, dass die einen mehr zu E. Haeckel's Diagnose von O. Gegenbauri, die anderen mehr zu der von O. campanulatus stimmen.

Es wäre nun möglich, dass in der Entwicklungsreife unserer Octorchis noch ein höherer, der Gattung Octorchandra E. H. entsprechender Formzustand mit 12, 16 und mehr Rand-Tentakeln folgte, so dass vielleicht die als Octorchandra germanica unterschiedene Art, für welche von E. Haeckel eine Schirmbreite von 15 Mm. angegeben wird, mit unserer Art zusammenfiele.

[1]) Verhandl. des zoolog.-botanischen Vereins. Wien 1875.

Indessen ist mir unter der grossen Zahl beobachteter Individuen niemals eine vermehrte Tentakelzahl zu Gesichte gekommen. Auch müssten wenigstens die intermediären, den Radien dritter Ordnung entsprechenden Tuberkeln zur Seite der Randbläschen durch grösseren Umfang hervortreten, was ebenfalls nicht zutrifft. Hiermit ist freilich noch nicht der morphologische Abschluss unserer octonemalen Form bewiesen, da dieselbe unter anderen Lebensbedingungen an einem anderen Aufenthaltsorte an Scheibenumfang zunehmen und hiermit im Zusammenhange eine grössere Tentakelzahl gewinnen könnte, so dass möglicherweise doch die Helgolander Octorchandra lediglich eine geographische Abart repräsentiren könnte.

Die Entwicklung von Octorchis fällt in die Monate Mai, Juni und Juli, zu welcher Zeit man Larven verschiedenen Alters antrifft, indessen habe ich auch während des Winters, zugleich mit Irenelarven, sowohl ganz junge eben vom Ammenstock gelöste Glöckchen als Larven verschiedenen Alters beobachtet. Die reifen Geschlechts-Medusen sind von October bis März am häufigsten.

Zur Ontogenie von Irene (Tima) pellucida Will.

Die von Will als Geryonia pellucida beschriebene Meduse ist während der Monate October bis März eine der häufigsten Hydroidquallen der Adria. Dieselbe ist jedoch nicht mit der von E. Haeckel beschriebenen Irene pellucida, in welche freilich auch die Triester Form mit einbezogen wurde, identisch, da sie der Randwarzen mit ansitzenden Spiralcirren durchaus entbehrt. Nach Haeckel wird das Vorhandensein von Spiralcirren für sämmtliche Ireniden (Irenium, Irene, Tima), also auch für Irene als Gattungscharakter hervorgehoben. Es müsste dem entsprechend für Will's Geryonia pellucida eine neue Gattung aufgestellt werden, wenn es sich bestätigen sollte, dass die übrigen in Irene pellucida Haeckel enthaltenen Formen, insbesonders Dionaea lucullana Delle Chiaje und Irene viridula Esch. wirklich cirrentragend sind. Vorläufig vermag ich nicht über diesen Punkt Sicherheit zu gewinnen, da sich in den Abbildungen der Autoren keine Spiralcirren finden, und selbst die von E. Haeckel gegebene, freilich etwas schematisch gehaltene Abbildung (EH. l. c. Taf. XII, Fig. 1, 2) zwischen den Randtentakeln keine Spur von Cirren zur Darstellung bringt. Nun aber bestehen zwischen Irene und Tima keine durchgreifenden Gattungs-

unterschiede, zumal die Länge des Magenstiels, sowie der Umfang der Gonaden, welche zur Begrenzung beider Genera verwerthet wurden, sowohl an sich von untergeordneter Bedeutung als höchst variabel und nicht einmal innerhalb derselben Art constant erscheinen. Ich würde daher den Differentialcharakter beider Gattungen in dem Mangel, beziehungsweise Vorhandensein von Spiralcirren zu bestimmen geneigt sein und in das Genus Irene alle diejenigen Formen aufnehmen, welche der Randwarzen mit ansitzenden Spiralcirren zwischen den Tentakeln entbehren.

Nur ein einziges Mal habe ich bislang unter den adriatischen Geryonopsiden eine noch unreife Form von circa 5 Mm. Breite beobachtet, welche möglicherweise auf eine junge Tima bezogen werden könnte, obwohl sie in ihrer Erscheinung der Octorchis am nächsten stand. Wie diese besass dieselbe 8 lange Randfäden und zwischen denselben, ziemlich regelmässig vertheilt, zahlreiche Spiralcirren-tragende Tuberkeln, auch zeigte das Magenrohr durch den abgestutzten geradlinigen Mundrand den Charakter junger Octorchiden, dagegen war der kurze Magenstiel ebensowie die Gonaden erst in der Anlage begriffen, und die Zahl der Randbläschen um das Doppelte vermehrt, indem zur Seite der vier Zwischententakeln (2. Ordnung) acht Randbläschen gebildet waren (Taf. IV, Fig. 31). Aus der Lage der 8 primären (je 3 Otolithen enthaltenden) Hörbläschen, welche ziemlich in die Mitte der Octanten gerückt sind, lässt sich fast mit Sicherheit schliessen, dass die Zahl der Bläschen mit dem fortschreitenden Wachsthum eine grössere wird, und dass zunächst zu den Seiten der primären Tentakeln 8 neue Bläschen entstehen dürften. Ebenso lässt sich aus der Grösse der 8 intermediären Tuberkeln, welche in der Mitte der Octanten liegen, als wahrscheinlich folgern, dass dieselben zu Randfäden auswachsen. Immerhin ist für die Lage der neuen Randbläschenzahl eine ganz andere Norm charakteristisch, als wir dieselbe an den Larven von Irene pellucida Will kennen lernen werden.

Wahrscheinlich stimmt auch die Entwicklungsweise dieser Geryonopside mit der von Octorchis ziemlich überein, und es dürfte schwer sein, die jüngsten Larvenstadien beider scharf zu unterscheiden. Vielleicht gehört in den gleichen Formenkreis als jüngeres Stadium eine der Octorchislarve ähnliche Meduse (Taf. IV, Fig. 32 und 33), welche von jener vornehmlich dadurch abweicht, dass sie bereits subumbrale Gonadenanlagen im Verlaufe der vier Gefässcanäle erkennen lässt. Dieselbe besitzt bei einem Schirmdurchmesser von $2^1/_2$ Millimeter bereits 4 Tentakeln und in jedem

Quadranten drei Cirren-tragende Tuberkeln. Der Schirm ist mässig abgeflacht und der Magenstiel erst als kurzer Vorsprung angelegt.

Ueber das Polypenstöckchen, von welchem die Triester Irene erzeugt wird, vermag ich zur Zeit leider nichts Bestimmtes mitzutheilen und nur die Vermuthung auszusprechen, dass dasselbe eine Campanulina sein möchte, welche im April und Mai die Medusenknospen treibt.

Dagegen bin ich in der Lage, über die ganze Reihe von freischwimmenden Larven, welche Irene pellucida nach ihrer Lostrennung vom Ammenstock bis zur Ausbildung der Gonaden durchläuft, nähern Aufschluss zu geben. Schon Anfangs Mai findet man die jüngsten Irene-Larven zugleich mit Steenstrupia-, Euphysa-, Margelis- und Tiara-Larven in reicher Menge und kann dann im Laufe weniger Wochen die gesammte Entwicklungsreihe verfolgen.

Im Allgemeinen wiederholt der glockenförmige Körper der jüngsten Larve die Form des beschriebenen Campanopsis-Sprösslings, zeigt jedoch bei einem Durchmesser von $1^1/_2$ bis 2 Millimeter eine derbere Beschaffenheit der Umbrellargallert und entbehrt jeglicher Anlagen von Spiralcirren (Taf. III, Fig. 21 und 22). Die vier perradialen Tentakeln (T.), welche sich auf rundlichen Tuberkelwülsten erheben und bald zu kurzer Spiralform zusammengezogen, bald als lange Senkfäden ausgestreckt erscheinen, sind von gleichem Umfang. Fast unmittelbar zu ihren Seiten erheben sich die acht Randbläschen mit je einem glänzenden Otolithen, während intermediäre Tentakelanlagen noch vollständig fehlen. Der Rüssel erhebt sich als gestreckter Zapfen, dessen Mundrand — und zwar im Gegensatz zum Medusensprössling von Campanopsis — bereits in vier kurze Zipfel ausgezogen ist (Fig. 22 Mr.). Die vier Tentakelwülste treten durch ihre dunkle Pigmentirung hervor, welche durch dicht gehäufte braune Körner und Concretionen im angeschwollenen Entodermbelag veranlasst wird. Die gleiche Pigmentirung zeichnet die Basis des Rüssels aus, und setzt sich von hier aus in vier breiten intermediären Streifen bis zum Mundrand fort. Während sich die junge Tima-Larve, insbesondere durch die Vierzahl der gleichmässig entwickelten Tentakeln, die Lage der Randbläschen dicht neben denselben, sowie durch den Mangel von Intermediärtuberkeln und Cirren von dem Campanopsis-Sprössling beträchtlich entfernt, steht dieselbe der von Campanulina repens (vergl. Hinks Taf. 38, 1a) aufgeammten Meduse näher, von der sie sich jedoch durch den Mangel von Intermediärtuberkeln

und die Anordnung der Nesselkapseln an den Fangfäden bestimmt unterscheidet. Die Timalarve repräsentirt Haeckels Gattung Eucopium, welche dieser Autor mit Recht als Stammgenus der Eucopiden (im weiteren Sinne) und der Aequoriden betrachtet, in reinster Form. Es fehlt derselben noch eine ausgesprochene Anlage des Magenstiels, welche erst mit dem fortschreitenden Wachsthum der Glocke als zapfenförmige Verdickung der Schirmgallert gegen die Basis des Rüssels vorwächst und diesen in die Subumbrellarhöhle herabdrückt. Freilich ist schon im jüngsten Larvenstadium der Glocke die Kuppel der Gallertsubstanz durch eine grössere Stärke ausgezeichnet, und an etwas grösseren Larven von 2 bis $2^1/_2$ Mm. Durchmesser erscheint dieselbe linsenförmig verdickt und springt sowohl nach dem Scheitelpol, wie nach der Rüsselbasis mit convexer Krümmung vor. In diesem Entwicklungsstadium (Fig. 23), welches ich als das zweite unterscheide, sind schon die intermediären Tuberkeln, an deren Aussenseite später die Tentakeln zweiter Ordnung hervorwachsen, gebildet, und die theilweise 2 Otolithen einschliessenden Gehörbläschen etwas mehr von den primären Tentakelwülsten abgerückt. Im Grund der Glocke wird die Anlage des Magenstiels als schwach convexe Wölbung der Schirmgallert bemerkbar, etwa in einer Form, wie sie bei manchen Aequoriden als schwache Erhebung persistirt. Wenn die neugebildeten intermediären Tuberkeln einen etwas grösseren Umfang erreicht haben, tritt — jedoch vielleicht niemals in den vier Quadranten gleichzeitig — ein neues Gehörbläschen (Fig. 24 Ot. B') an der einen Seite des Tuberkels auf, und ziemlich gleichzeitig werden neue Tuberkelanlagen zu den 8 späteren Tentakeln dritter Ordnung als schwache Auftreibungen des Glockenrandes bemerkbar. Indessen können die Anlagen dieser letzteren auch denen der neuen Gehörbläschen wenigstens in dem einen oder anderen Quadranten nachfolgen. So trifft man bei gleich grossen Larven mannigfaltige Variationen. Bei einer Larve von $2^1/_4$ Mm. Breite beobachtete ich bereits auch in zwei benachbarten Quadranten die neu gebildeten Bläschen und nur in einem dieser Quadranten die Anlage eines Nebentuberkels (Anlage eines Tentakels dritter Ordnung), in anderen Fällen waren die neuen Tuberkelanlagen schon in grösserer Zahl vorhanden, während 9, 10 oder 11 Randbläschen unterschieden wurden.

Haben die Larven einen Durchmesser von $2^1/_2$ bis 3 Mm. erreicht, so ist gewöhnlich das gleichmässige Verhalten der vier Quadranten wieder hergestellt, indem in jedem derselben das

neu gebildete Gehörbläschen, sowie die Anlage der beiden Nebentuberkeln vorhanden sind. Nur bleibt häufig in dem einen oder anderen Quadranten ein Nebentuberkel länger aus und dann später in der Grössenentwicklung zurück (Fig. 24). Die Zahl der Otolithen hat sich in diesem dritten Entwicklungsstadium schon auf 3 in einzelnen der primären Gehörbläschen vermehrt. Ein kleiner Magenstiel trägt bereits den überaus beweglichen vierlippigen Rüssel. Obwohl der centrale Theil der Umbrellargallert an Dicke beträchtlich verstärkt erscheint, beginnt die Hohlglocke des Subumbrellarraumes schon flacher zu werden.

Grössere Larven von etwa $3^1/_2$ bis 4 Mm. Breite besitzen meist vier Gehörbläschen in jedem Quadranten, indem ausser den beiden primären Bläschen, welche bereits in beträchtlichem Abstande von dem Tentakelwulst liegen, und dem neugebildeten dritten Bläschen zur Seite des intermediären Tuberkels ein viertes Bläschen zur anderen Seite dieses Tuberkels (Fig. 24 Ot. B″) gebildet worden ist. An dem Rande beginnt nunmehr die Knospung des Zwischententakels oder Randfadens zweiter Ordnung, welcher an Exemplaren von $4^1/_2$ bis 5 Mm. Breite in der Regel schon als ansehnlicher Fangfaden hervortritt. In diesem Stadium ist aber gewöhnlich noch ein neues Randbläschenpaar (Fig. 24 Ot. B‴), und zwar unmittelbar neben dem primären Tentakel entstanden, von welchem jetzt das primäre Otolithenbläschen in beträchtlichem Abstande entfernt liegt. Selten legen sich freilich die neuen Gehörbläschen (dritter Ordnung) gleichzeitig zu beiden Seiten des primären Tentakelwulstes in allen vier Quadranten gleichmässig an, dagegen kommt es häufig vor, und besonders da, wo das primäre Bläschen von dem Tentakel minder weit abgerückt ist, dass die Anlage des einen Bläschens lange unterbleibt und ein in der normalen Folge später auftretendes Gehörbläschen (vierter Ordnung) zur Seite des zum intermediären Tuberkel des Octanten gewordenen (primären) Nebentuberkels früher gebildet wird. Inzwischen haben die Nebentuberkeln, von denen der dem primären Tentakel zugewendete in der Regel zwischen dem primären Gehörbläschen und dem dritter Ordnung liegt, an Grösse gewonnen; zuweilen bleibt freilich der eine oder der andere Tuberkel — und dasselbe gilt für die Bläschen — in der Ausbildung zurück. Ueberhaupt nehmen die Unregelmässigkeiten in Zahl und Anordnung der Randgebilde mit fortschreitendem Wachsthum zu, so bestimmt sich auch für die Reihenfolge ihrer Entwicklung eine gewisse Norm feststellen lässt. Irenelarven dieser Stufe haben einen Schirm-

durchmesser von 5—6 Mm., während die Form der Umbrella, je nach der Höhe der dickwandigen Glocke und nach der Gestalt des Magenstiels, mannigfach wechselt (Fig. 27). Sie besitzen vier längere und vier kürzere Tentakeln, etwa 10 bis 12 Tuberkeln und 24 bis 32 Gehörbläschen, deren Lage nach der gegebenen Darstellung unter Berücksichtigung der angedeuteten Modificationen zu bestimmen ist. Schon jetzt können sich jedoch die vier Quadranten einer Scheibe höchst ungleichmässig verhalten und die weit bedeutenderen Abweichungen, wie sie an den Quadranten geschlechtsreifer Irenen gelegentlich zur Erscheinung treten, vorbereiten.

Die mit dem weiteren Wachsthum des Medusenkörpers verbundenen Neubildungen am Scheibenrande lassen sich im Allgemeinen auf Wiederholungen der besprochenen Vorgänge zurückführen und gestatten deshalb eine kürzere Behandlung. An Irenelarven von 7—8 Mm. Durchmesser hat der intermediäre Tuberkel des Octanten (Fig. 25) bereits einen kurzen Tentakel (T″) entwickelt, so dass acht lange und ebensoviel kurze Randfäden vorhanden sind. Nachdem auf der von dem primären Randbläschen abgewendeten Seite des Tuberkels ein neues Gehörbläschen entstanden ist, besitzt der Octant nunmehr 5 Bläschen, von denen drei der einen, zwei der anderen Hälfte angehören. Die beiden durch den noch kürzeren Tentakel (dritter Ordnung) verbundenen Hälften verhalten sich auch insofern verschieden, als das Gehörbläschen, welches neben dem mittleren Tuberkel der nur mit zwei Gehörbläschen versehenen Hälfte liegt, das primäre Randbläschen, das entsprechende der anderen Hälfte viel jüngeren Ursprungs ist. Indessen werden die ersten Unterschiede später durch Bildung eines neuen Randbläschens an der zweiten Seite des Tentakeltuberkels ausgeglichen, und bald würde sich an 9 bis 10 Mm. breiten Larven jede Octantenhälfte, an deren Rand inzwischen Nebentuberkeln zur Anlage gelangt sind, nach Zahl und Lage der Randbläschen etwa verhalten wie benachbarte Quadranten am Ende des zweiten Larvenstadiums (Fig. 26).

So schreitet die Entwicklung der Timen bis zu einem Scheibendurchmesser von 40, 50, selbst 60 Mm. fort, an deren Rande sich wohl 60 bis 100 Randfäden und weit mehr Randbläschen zählen lassen. Von den Randfäden zeigen die der ersten drei oder vier Ordnungen, welche jedoch wohl nie in allen Quadranten gleichmässig und vollzählig entwickelt sind, einen beträchtlicheren Umfang. Rand-Cirren habe ich stets vermisst, eine durchgreifende Abweichung von der Tima- (Irene-) Art, welche

E. Haeckel als pellucida durch den Besitz von 16—32 Tentakeln, dawischen zahlreichen (100—200) Randwarzen und ungefähr ebensoviel Cirren, dagegen nur 40—60 Randbläschen charakterisirt. Indessen ist unsere Triester Irene unzweifelhaft mit Will's Geryonia pellucida von Triest identisch, für welche auch in Will's Beschreibung besondere Randcirren nicht erwähnt werden, und die mit Will's Geryonia pellucida identificirte Form, nach welcher die Artbeschreibung von E. Haeckel entworfen ist, bezieht sich auf eine ganz andere Species.

Bekanntlich besitzen die Timiden ausser den Tentakeln und deren als Tuberkel bezeichneten Anlagen an der Subumbralseite des Schirmrandes eigenthümliche Porenhöcker, die von O. und R. Hertwig als Subumbrellarpapillen [1]) unterschiedenen Randgebilde. Dieselben kehren auch bei der Triester Irene pellucida wieder und treten schon sehr frühzeitig während der Larvenentwicklung zugleich mit den Tentakeltuberkeln auf, mit denen sie als integrirende Abschnitte in Verbindung zu bringen sind. Diese Beziehungen scheinen auch schon A. Agassiz [2]) und E. Metschnikoff [3]) richtig erkannt zu haben, von denen der Erstere die Porenhöcker der Aequoriden, freilich wenig glücklich, „Tentakelsporne" nennt, während sie der Letztere bei Tima und Aequorea als an der Basis der Tentakel gelegen beschreibt. Dem gegenüber betrachtet dieselben Haeckel [4]) als selbstständige Anhänge des Schirmrandes, weil sie an der Innenseite der Schirmhöhle und oberhalb der Veluminsertion liegen, und beschreibt sie bei Octorchis als eine besondere Reihe von Tuberkeln an der Innenseite des Ringcanals. Dieser Beschreibung entsprechen auch die auf Taf. XIII, in den Fig. 5 und 9 jener Monographie gegebenen Abbildungen, die jedoch mehr schematisch als correct sind, indem sie die beiderlei Reihen von Randwülsten durch die ganze Breite des Ringcanals weit getrennt darstellen, während sie thatsächlich, durch die Wucherungen ihres entodermalen Belages mehr oder minder verbunden, lediglich Theile einer einheitlichen, einen Ringgefässabschnitt umfassenden Differenzirung sind. Die-

[1]) Vergl. O. und R. Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. 1878, pag. 73 und 74, ferner: Der Organismus der Medusen, pag. 40.

[2]) Al. Agassiz, Illustrated Catalogue of the Museum of comparativ zoologie. Cambridge 1865.

[3]) E. Metschnikoff, Russische Abhandlung über Medusen und Siphonophoren. Moskau 1871.

[4]) E. Haeckel l. c. pag. 119, 196.

selbe vollzieht sich bei Irene (Tima) (Taf. III, Fig. 29, 30), und Octorchis (Taf. II, Fig. 19) ganz ähnlich wie bei Phialidium (Eucope), bei welcher die subumbralen Tuberkeln geschlossen bleiben, und wurde für die letztere Gattung von mir bereits vor fast zwei Decennien richtig dargestellt.[1]) Die für die Tentakelbildung von Phialidium damals gegebene Beschreibung passt fast wörtlich auf die Tentakelanlagen der Geryonopsiden und insbesondere von Irene pellucida. Auch hier erscheint die erste Anlage als eine durch Wucherungen des entodermalen, mit bräunlichen Körnchen und Concretionen erfüllten Zellenbelags (Fig. 29 En.), mit welchem eine äussere (exumbrale) Nesselzellen enthaltende Ektodermverdickung parallel geht. Bald folgt auch einwärts vom Velum eine wenngleich schwächere Entodermverdickung, welche sich später, etwa zur Zeit, wenn die Spitze des exumbralen Wulstes (Ex. W.) zum Tentakelstummel auswächst, als schwacher, mit Nesselkapseln bewaffneter Knopf erhebt und in einem Porus öffnet (Fig. 29 und 30 P.). Das primäre, für beide continuirlich verbundene Gebilde ist jedenfalls die entodermale Wucherung, welche einen inneren und äusseren (im optischen Längsschnitt durch das Lumen des Tuberkels scheinbar getheilten) Wulst erzeugt, dessen Elemente als Drüsenzellen fungiren und die braunen Körnchen und Concremente ausscheiden, welche durch den Porus des subumbralen Höckers nach aussen entfernt werden. Die Poren sind daher die Oeffnungen für die unter denselben gelegenen, wahrscheinlich als Harnorgane fungirenden Drüsen, welche durch den Entodermbelag des betreffenden Ringgefässstücks, insbesondere des subumbralen Wulstes (S. W.) und exumbralen Tuberkels (Ex. W.) hergestellt werden. Auch bei Aequorea habe ich die Zusammengehörigkeit der Porenhöcker, welche von O. und R. Hertwig und Haeckel auf die Radiär-Canäle bezogen worden waren, mit den Tentakelwülsten dargethan. Dass aber durch diese Oeffnungen die braunen Körnchen und glänzenden Concremente, welche aus dem entodermalen Drüsengewebe des Tuberkels abgesondert werden, nach aussen gelangen, kann man am schönsten an jeder lebenden Irenelarve durch directe Beobachtung constatiren. Demnach handelt es sich in den besprochenen Poren nicht schlechthin um marginale Stomata, welche im Gegensatz zum centralen Mund als multiple After fungiren und unbrauchbar

---

[1]) C. Claus, Bemerkungen über Ctenophoren und Medusen, pag. 389, Zeitschrift für wissensch. Zool. Tom. XIV. 1864.

gewordene Stoffe aus dem Gastrovascularsystem entleeren, sondern um ganz specifische Oeffnungen zum Austritt der aus dem anliegenden Drüsengewebe abgesonderten Harnconcremente. Und in gleicher Weise fasse ich auch die bei Irenium auftretenden Porenhöcker auf, welche nach E. Haeckel Wasser aus dem Ringcanal austreten lassen. Auch morphologisch möchte ich dieselben mit den Porenhöckern von Tima und Aequorea zusammenstellen, obwohl sie in Haeckel's Abbildung (Taf. XI, Fig. 13) in gleicher Richtung mit dem Tentakelbulbus exumbral dargestellt und mit keinem äusseren Randtuberkel in Verbindung gebracht worden sind.

Eine interessante und wichtige Frage betrifft die Entwicklung und Reife der Gonaden im Vergleiche zu der Grösse und morphologischen Ausbildung des Medusenkörpers. Auf die Untersuchung einer grossen Zahl von Individuen gestützt, glaube ich ein ganz ähnliches Verhältniss constatiren zu können, wie ich es vor einer Reihe von Jahren für Phialidium variabile nachgewiesen habe.

Auch Irene pellucida (Taf. III, Fig. 28) wird bei höchst variablem Scheiben-Durchmesser und auf verschiedener morphologischer Entwicklungsstufe geschlechtsreif. Während schon Formen von 12 bis 15 Mm. Durchmesser wohl ausgebildete Gonaden tragen können, gibt es geschlechtsreife Exemplare von dem vierfachen Durchmesser und einer verhältnissmässig noch weit höheren Zahl von Randfäden und Gehörbläschen. Im Allgemeinen treten die Anlagen der Gonaden ausserordentlich früh auf, entwickeln sich aber individuell ungleich, bald rascher bald langsamer. Schon an Larven von 2 Mm. Durchmesser mit vier Randfäden und vier Tuberkeln sowie 8 Randbläschen habe ich gelegentlich im Umkreis des kurzen aber breiten Magenstiels die Gonadenanlagen als vier langgestreckte Auftreibungen an der ektodermalen Gefässwandung nachweisen können.

In der Regel scheint freilich die Anlage der Gonaden erst an etwas grösseren Exemplaren mit ansehnlicher vorgewachsenem Magenstiel und 10 bis 12 Randbläschen aufzutreten. Stets unterscheidet sie sich von der Gonadenanlage der entsprechenden Stadien von Phialidium variabile 1. durch die mehr centrale Lage dicht am Magenstiel, 2. durch ihre langgestreckte Form. Bei den jungen Phialidien mit 4 Randfäden und 8 Gehörbläschen liegt die Anlage der Gonaden dem Scheibenrande sehr nahe und erscheint, weil auf einen kürzeren aber stärker verdickten Abschnitt der Radialgefässbekleidung beschränkt, von mehr rundlicher Form.

Im weiteren Entwicklungsverlaufe schreitet die Ausbildung wohl auch im Zusammenhang mit den ungleichen Ernährungsverhältnissen der Gonaden nach den Individuen verschieden, bald rascher bald langsamer vor, und es mag in diesem Umstande die erwähnte, zuerst bei Phialidium variabile eingehend nachgewiesene Erscheinung begründet sein, dass man geschlechtsreife Formen von sehr verschiedener Grösse und dem entsprechend morphologischer Entwicklungsstufe des Schirmrandes antrifft.

Zur Entwicklung von Phialidium variabile Cls.

Auch Phialidium variabile ist im Golfe von Triest häufig anzutreffen und schon von Will unter der Bezeichnung Geryonia planata als Meduse der Adria beschrieben worden. Da es gelang, die jugendlichen Formzustände, welche mir bei Untersuchung des Helgolander Phialidium (vergleiche C. Claus l. c.) nur bruchstückweise bekannt geworden waren, in fast vollständiger Reife zu beobachten, und da die Wachsthumsvorgänge der Randgebilde einige bemerkenswerthe Abweichungen von denen der Geryonopsiden darbieten, so werde ich im Anschluss an die dargelegte Entwicklung die ergänzenden Beobachtungen über Phialidium folgen lassen. Die jüngsten Phialidien, deren ich bislang habhaft werden konnte, trugen am Rande ihrer hohen glockenförmigen Umbrella auf vier radiären Tuberkeln ebensoviel spiralige Randfäden und besassen bereits vier kleine Zwischentuberkeln, zu deren Seiten sich die 8 Randbläschen inserirten (Taf. IV, Fig. 34). Nach E. Haeckel soll das jüngste von Campanulina acuminata aufgeammte Larvenstadium unseres Phialidium in Saphenellaform mit nur zwei gegenüberstehenden Randfäden die Brutkapseln verlassen, und Gleiches wird von A. Agassiz für die verwandte amerikanische Eucopide, für Phialidium languidum Ag., angegeben. Unsere Eucopiumform würde dem entsprechend das zweite Larvenstadium sein, welchem die binemale Saphenella vorausging.

Auffallend ist jedoch die abweichende Lage der vier Gehörbläschenpaare, welche sowohl von Hinks für den Sprössling der Campanulina acuminata als von A. Agassiz für die Larve von Phialidium languidum zu den Seiten der primären Tentakelwülste abgebildet worden sind, während sie an der von mir beobachteten Larve (von etwa $1^1/_2$ Mm. Durchmesser) den Zwischentuberkeln weit näher liegen (Fig. 34). Schon jetzt können die vier Gonadenanlagen als kleine rundliche Auftreibungen der Gefässwand ziemlich peripherisch in der Nähe der Primärtentakeln vor-

handen sein. Etwas ältere Phialidien (Fig 35) von 2 bis $2^1/_2$ Mm. Durchmesser tragen bereits 8 Tentakeln, indem die Tuberkeln (zweiter Ordnung) zu kleinen spiralig gewundenen Fäden ausgezogen erscheinen. Indessen liegen dieselben nicht mehr genau in der Mitte der vier Quadranten, vielmehr trennen die durch sie gezogenen secundären Radien die Quadranten in ungleiche Octanten, von denen die vier grösseren durch den Besitz einer Tuberkelanlage ausgezeichnet sind, während die kleineren mit jenen alternirenden Octanten derselben entbehren. Es kann nun freilich auch der Fall eintreten, dass die Lage der neugebildeten Tentakelwülste nebst entsprechendem Randbläschen in einem Quadranten die umgekehrte ist als in den übrigen (Fig. 36), und dass sich das vierte Randbläschen in einem Quadranten früher als der zugehörige Tuberkel entwickelt. Jene Unregelmässigkeit würde eine inverse Lage des kleinen und grossen Quadranten-Abschnittes zu den entsprechenden der übrigen involviren. Mit der fortschreitenden Grössenzunahme des neuen Tuberkels, in dessen Nähe das benachbarte primäre Gehörbläschen gerückt ist, entwickelt sich zur Seite des primären Tentakels ein neues Gehörbläschen, so dass die Phialidien mit 8 Randfäden bei gleichmässiger Ausbildung der vier Quadranten 12 Gehörbläschen besitzen. Die rundlichen Gonaden sind meist schon so weit differenzirt, dass man die Weibchen mit ihren relativ grossen Eizellen und die Männchen mit den kleineren Spermatoblasten sehr wohl zu unterscheiden vermag.

Im nächsten Stadium, in welchem der bedeutend abgeflachte scheibenförmige, 3 bis 4 Mm. breite Körper (Fig. 37) 12 Tentakeln trägt, von denen vier auf den zuletzt gebildeten Tuberkeln hervorgewachsen sind, treten vier neue kleine Tuberkeln, und zwar gewöhnlich in den einzelnen Quadranten nach entsprechender Reihenfolge auf. Indessen gibt es für einzelne Quadranten wiederum Ausnahmsfälle. Gleichzeitig hat sich nun auch die Zahl der Randbläschen in jedem Quadranten um 2 vermehrt, indem ein neues Bläschen sowohl an der freien Seite des Primärtentakels als an der des Tentakels zweiter Ordnung zur Anlage gekommen ist, so dass nunmehr in der Regel gleichmässig in allen vier Quadranten 5 Randbläschen vorhanden sind, von denen zwei in dem Zwischenraum zwischen dem Tentakel zweiter und dritter Ordnung liegen, die übrigen mit den Tentakeln, beziehungsweise deren Anlagen alterniren. Freilich können in einzelnen Quadranten neue Unregelmässigkeiten zum Vorschein kommen, indem die Entwicklung in dem einen oder anderen Scheiben-Abschnitt langsamer vorschreitet oder auch in

der zeitlichen Folge des Auftretens der Randgebilde eine Verschiebung stattfindet; indessen sind dies immer Ausnahmsfälle. E. Haeckel, welcher die höchst interessanten Variationen von Phialidium variabile in ausführlicher Bearbeitung darzustellen verspricht, ist freilich anderer Ansicht. Nach ihm sind die „Tentakeln meistens in unregelmässiger Zahl und Vertheilung vorhanden, sobald die Achtzahl überschritten ist, und dasselbe gilt von den Randbläschen". Sobald die Larve das Eucope-Stadium überschritten habe, soll der Schirmrand mit seinen Anhängen unregelmässig wachsen. Nach dem Eucope-Stadium erscheine „die Achtzahl der Tentakeln und der Randbläschen entweder verdoppelt und die Larve besitze dann die Epenthesis-Form, oder (häufiger) unregelmässig vermehrt" (E. Haeckel, Monographie der Medusen pag. 186). In Wahrheit aber trifft der erstere Fall niemals zu, und ebensowenig stimmt die zweite Angabe mit den thatsächlichen Vorgängen. Vielmehr erfolgt die Vermehrung der Tentakeln und Randbläschen durchaus nach einer bestimmten Norm, welche E. Haeckel eben unbekannt blieb. Uebrigens ist die Bezeichnung Larve für unsere Entwicklungsstufe kaum noch anwendbar, da die Gonaden bereits grosse, anscheinend reife Eier enthalten können, die freilich dann zwischen einer Ueberzahl kleiner Keime lagern. Wenn die neugebildeten Tuberkeln ihre Randfäden gebildet haben, so haben die Scheiben der Triester Phialidien einen Durchmesser von 4 bis 5 Mm. erreicht. Bei normaler Entwicklung trägt die Meduse, welche jetzt schon geschlechtsreif sein kann — nicht selten bleibt eine Gonade in der Entwicklung zurück — 16 Tentakeln und 20 Randbläschen, letztere in der bereits oben beschriebenen Vertheilung (Fig. 37). Nun kann es freilich vorkommen, dass in dem einen oder anderen Quadranten der Tuberkel als solcher ohne Randfadenbildung längere Zeit verharrt, so dass der Scheibenrand anstatt 12 nur 11 oder gar 10 Tentakeln trägt; hiermit aber ist selbstverständlich das Gesetzmässige der Entwicklung nicht aufgehoben, und keineswegs die Berechtigung zu der Behauptung Haeckel's gegeben, dass die Tentakelvermehrung unregelmässig erfolge.[1])

[1]) Auch ein anderer Beobachter von Phialidium, Böhm, hat dies Entwicklungsgesetz für die Tentakel ebensowenig wie die Norm in der Anordnung derselben zu bestimmen vermocht. Von den Randbläschen des Stadiums mit 16 Tentakeln hebt er hervor, dass dieselben nicht regelmässig zwischen den Tentakeln vertheilt seien, sich vielmehr zwischen 2 Tentakeln zuweilen 2 oder keines finden. Der

Für die mit dem weiteren Wachsthum fortschreitende Tentakelvermehrung wiederholt sich die gleiche Norm, welche ich übrigens in meiner früheren Arbeit schon erkannt und dargelegt habe, ohne dass dieselbe von späteren Beobachtern Berücksichtigung gefunden hätte. Ich habe damals schon bestimmt nachgewiesen und in einer (den Agassiz'schen Schemen für die Vermehrung der Randgebilde entsprechenden) Formel zum Ausdruck gebracht, dass die Randfäden der späteren Ordnung nicht gleichzeitig auftreten, sondern dass in jedem Quadranten nur ein Tentakel entsteht, dessen Lage dem neugebildeten der anderen Quadranten entspricht. Wenn ich auch diese Entwicklungsnorm nur durch verhältnissmässig wenige neue Beobachtungen an dem Triester Phialidium zu controliren Gelegenheit fand, so halte ich dieselbe doch um so bestimmter erwiesen, als die mir damals unbekannt gebliebene Vermehrung der Tentakelzahl der jüngeren Stadien in dieselbe Formel passt und die Richtigkeit derselben bestätigt. Bezeichnen wir die primären Randfäden mit T, die der zweiten Ordnung mit T, die der dritten Ordnung nach ihrer Entstehungsfolge mit $T^{2'}$ und $T^{2''}$ etc., so erhalten wir für die allmälig erworbene Tentakelzahl am Scheibenrand, für die Summe der Tentakeln eines beliebigen Stadiums bis zur 32. Zahl folgende Formel:

$$S.\,T. = 4\,T + 4\,T^{1} + 4\,T^{2'} + 4\,T^{2''} + 4\,T^{3'}(T - T^{2'})\,^{1)}$$
$$+ 4\,T^{3''}(T - T^{2''}) + 4\,T^{3'''}(T^{1} - T^{2'}) + 4\,T^{3''''}(T^{1} - T^{2''}).$$

erstere Fall gilt eben für den Zwischenraum zwischen T^{3} uud $T^{3'}$; der letztere kann eintreten, wenn das Bläschen zwischen T^{1} und $T^{3''}$ länger unterdrückt bleibt. Vergl. Böhm, Helgolander Leptomedusen. Jenenser Zeitschrift Tom. XII.

[1]) Die eingeklammerte Formel soll das Randfeld zwischen den beiden benachbarten Tentakeln bezeichnen, in welchem die Nenbildnng des betreffenden Tentakels in jedem Quadraut erfolgt. Leider war die in der früheren Arbeit mitgetheilte Formel in Folge der verkehrten Stellung mehrerer Indices nicht ohne Mühe verständlich, zumal auch der Sinn des erklärenden Textes durch die unrichtige Stellung von Buchstaben und eines Interpnnctionszeichens etwas unklar wurde. Ich theile daher den Text, und zwar berichtigt, an diesem Orte nochmals mit: „Es fanden sich aber auch grössere Formen derselben Art mit männlichen und weiblichen Geschlechtsorganen (bis zu 6 Mm. Durchmesser), welche nicht 16, sondern 20 Tentakeln nnd vier grössere und ebensoviel kleinere zu Tentakeln sich ausbildende Tentakelwülste zeigten. So wenig ich anfangs geneigt war, die grösseren tentakelreicheren Formen (welche 20 Tentakeln besassen), mit den kleineren bereits geschlechtsreifen Eucopiden der Art nach zu identificiren, so überzeugte mich eine nähere Prüfung der letzteren von der vorhandenen Anlage der vier noch fehlenden Tentakeln zur Seite der vier am Ende der Radiärgefässe angehefteten Haupttentakeln (T), und weiterhin belehrte mich die Vergleichung der grösseren Medusen (mit 20 Tentakeln), dass noch weiter vorgeschrittene, sowohl männliche als weibliche Geschlechts-

Auch die Randbläschenvermehrung ist eine ganz bestimmte und regulirt sich normal in der Weise, dass ein Randbläschen und ein Tentakel alterniren. Freilich kann die Zahl der ersteren den letzteren vorausgeeilt sein. In der Regel findet sich im Epenthesisstadium in jedem Quadranten schon ein fünftes Randbläschen, und zwar immer zur Seite von T^1 angelegt, so dass das Randfeld zwischen T und T^1 zwei Randbläschen besitzt, bevor der intermediäre Tuberkel zum Vorschein kommt.

Dass es sich in der aufgestellten Formel nur um den Ausdruck der normalen Entwicklung handelt, bedarf keiner weiteren Ausführung. Aber gerade weil die Abänderungen in der Gestaltung des Schirmrandes so mannigfaltig sind, dass die bisherigen Beobachter, und unter ihnen Haeckel, welcher „25 Jahre hindurch dieses wechselvolle Wesen auf allen Entwicklungsstufen und an allen europäischen Küsten genau verglichen hat", in der Entwicklung des Phialidium vom Eucopestadium an nur ein unregelmässiges Wachsthum des Schirmrandes und dessen Anhänge zu sehen vermag, ist es von um so grösserer Bedeutung, das normale Verhältniss des Wachsthums festzustellen, weil es mittelst der gewonnenen Erkenntniss möglich wird, die so häufig eintretenden Unregelmässigkeiten der einzelnen Quadranten auf ihren Grund zurückzuführen und zu erklären. Stets handelt es sich bei denselben entweder um eine frühzeitig eingetretene Umkehrung in der Richtung für die Entwicklung der Randgebilde (Fig. 36), oder um ein Zurückbleiben, beziehungsweise Vorauseilen des einen oder anderen Quadranten oder um eine zeitliche Verschiebung in der normalen Aufeinanderfolge, freilich auch um Combinationen dieser Abweichungen. Und demgemäss kann es nicht überraschen, wenn der eine Quadrant vier, der andere fünf oder gar sechs Tentakeln besitzt, die Zahl der Randfäden also nicht mit 16, 20, 24, 28 etc.

---

stadien von 8 und 9 Mm. Durchmesser mit 24 und 28 Tentakeln existiren. Zunächst bilden sich die vier grösseren zur anderen Seite der Haupttentakel gelegenen Wülste zu Fangfäden aus, dann die vier kleineren zwischen T' und T'' gelegenen Wülste, doch durchaus nicht stets in allen vier Theilen der Scheibe gleichmässig, so dass sehr häufig in dem einen Viertheil der Fangfaden bereits gebildet, in dem andern noch durch eine Auftreibung (der Tentakelwulst) ersetzt ist. Ueberhaupt schien mir das durch die Lage der Knospen angedeutete Gesetz für die Reihenfolge der Tentakeln nicht immer streng eingehalten, indem der dem (unter normalen Verhältnissen später entsprechende) Tentakel ($T^{4'''}$) entsprechende Wulst im einzelnen Falle weiter vorgeschritten sein kann, als der den Tentakel ($T^{4'}$) bildende Körper.

zusammenfällt; bei genauer Untersuchung wird man jedoch wohl immer in den Quadranten mit verminderter Tentakelzahl die Anlagen der vermissten Randfäden als Tuberkel nachzuweisen im Stande sein. Indessen nicht diese auch bei vielen anderen Hydroidmedusen (Irene) zu beobachtende Thatsache, dass die vier Quadranten besonders an den grösseren Formen mit bedeutend vermehrter Zahl der Randgebilde von einander scheinbar so bedeutende Abweichungen zeigen können, erweckt unser vornehmliches Interesse, weit mehr überrascht uns die auffallende Erscheinung, dass die verschiedenen Grössen- und Entwicklungsstadien, welche nach der morphologischen Ausbildung ihrer Randanhänge als „Larven" zu bezeichnen sein würden, geschlechtsreif sein können. Dieselbe steht freilich mit der Variabilität der Quadranten hinsichtlich der Zahl und Gestaltung der Randgebilde im innigen Zusammenhange und würde insofern als Transformismus (Haeckel) zu bezeichnen sein, als durch sie eine Reihe von Gattungen, deren Arten als geschlechtsreife Thiere durch eine bestimmte niedere oder höhere morphologische Gliederung des Schirmrandes charakterisirt sind und diese nicht überschreiten, durch individuelle Zustände derselben Art repräsentirt, ja durch aufeinander folgende Phasen desselben Individiums ineinander übergeführt werden könnten. Letzteres würde insbesonders dann zutreffen, wenn die bereits geschlechtsreif gewordenen Stadien mit reifen Eiern und Zoospermien unter fortschreitender Grössenzunahme und Ausbildung ihrer Gonaden noch in höher gegliederte geschlechtsreife Formzustände übergingen. Meine Beobachtungen sprechen durchaus zu Gunsten dieser Auffassung, womit natürlich nicht ausgeschlossen ist, dass Individuen, deren Gonaden sich besonders frühzeitig entwickelt haben, nicht auch schon bei relativ geringer Grösse mit spärlicher Zahl von Randanhängen ihr Geschlechtsleben zum Abschluss bringen, während andere wiederum überhaupt erst auf einer späteren Stufe morphologischer Ausbilung die zurückgebliebenen Gonaden-Anlagen zur Reife ausbilden. Unter solchen Verhältnissen aber wird es ausserordentlich schwer, nicht die Larven, sondern die Geschlechtsthiere von Phialidium, welche bei verschiedenen Grössen niedere oder höhere Stadien morphologischer Gliederung vertreten, von jenen Eucopiden zu unterscheiden, welche als Geschlechtsthiere stets nur eine einzige, niedere oder höhere Stufe der Randgestaltung wiederholen und dem entsprechend verschiedenen Gattungen zugetheilt werden. Es sind die — von Saphenella abgesehen — Haeckel'schen Gattungen Eucopium (4 Tentakeln), Eucope

(8 Tentakeln) und Epenthesis[1]) (16 Tentakeln), zu denen aber noch Gattungen mit 20, 24, 28, 32 etc. Tentakeln und mit entsprechend erhöhter Gehörbläschenzahl hinzukommen könnten. Nur solche Formen würden als Arten innerhalb dieser Gattungen aufrecht zu erhalten sein, bei welchen für eine hinreichend grosse Individuenzahl die Unveränderlichkeit der morphologischen Entwicklungsstufe im Zustand der Geschlechtsreife constatirt und die Geschlechtsreife nicht schlechthin durch das Vorhandensein von Gonaden, sondern durch die volle Reife ihrer Producte erwiesen worden wäre. Dies ist freilich für die wenigsten, vielleicht für keine einzige der Eucopiden, welche Haeckel als Arten jener Gattungen unterschied, mit Sicherheit dargethan. Unter den Eucopium-Arten vermag ich für Eucopium primordiale und Eucopium quadratum aus den Beschreibungen des genannten Autors keine sicheren Anhaltspunkte zu finden, ob dieselben diesen Bedingungen entsprechen, indessen bemerkt Haeckel selbst für die letztere, dass sie möglicherweise durch die Ausbildung ihrer vier Tentakelwülste zu Randfäden eine Eucope würde.[2]) Sicher aber ist Eucopium pictum Kef. Ehl. als Art zu streichen, da nach der dieselbe darstellenden Abbildung die Gonaden noch auf winzige Anlagen beschränkt erscheinen. Es macht die Form vielmehr den Eindruck einer jungen Timalarve vor dem Auftreten der Magenstiel-Anlage. Auch über die als Eucope-Arten unterschiedenen Formen, welche nach Haeckel möglicherweise zu einer Art (Eucopium octana Forb.) gehören, dürfte nach den vorliegenden Beschreibungen keine Sicherheit bestehen, ob sie nicht noch in weitere Phasen einer vorgeschritteneren Gliederung eintreten können. Von den Epenthesis-Arten dürften die am besten gekannten E. cymbuloidea Esch. und bicophora L. Ag. allem Anscheine nach nicht über die Zahl 16 in der Gliederung des Scheibenrandes hinausschreiten. Für die letztere Art wies A. Agassiz nach, dass sich die secundären 8 Randbläschen zu den Seiten der primären Tentakeln bilden, was meinen Beobachtungen an Phialidium insofern entspricht, als auch hier die beiden zunächst entstehenden Bläschen in jedem Quadranten zu den Seiten der Primärtentakeln liegen.

---

[1]) Dieses Stadium besitzt freilich bei Phialidium meist schon 20 anstatt 16 Gehörbläschen, wohl in Folge zeitlicher Verschiebung für die Anlage eines Bläschens in jedem Quadranten.

[2]) Von den „two colourless tubercles, placed close togethed, between each pair of tentacles“, welche E. Haeckel als 8 Randbläschen commentirt, dürfte vielleicht das eine eher einem Tentakelwulst, das andere einem Randbläschen entsprechen.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. I.

Fig. 1. Polypenstöckchen von Octorchis (Campanopsis) unter starker Lupenvergrösserung, einige Polypen contrahirt mit trichterförmig zusammengezogenem Tentakelkranz, andere im ausgestreckten Zustand, mit ausgebreitetem Tentakelkranz und mit medusoiden Gemmen am Polypenleib.

Fig. 2. Ein Polyp, stärker vergrössert, mit umgeschlagenen Tentakeln, deren Basis durch einen Hautsaum verbunden ist. O. Mundöffnung an der Spitze des Mundkegels, Nw. Nesselwulst. M. Medusengemme.

Fig. 3. Die Basis zweier benachbarter Tentakeln mit dem sie verbindenden Hautsaum, circa 300fach vergrössert. Der eine Tentakel ist bei oberflächlicher Einzelstellung gezeichnet und man sieht die Ektodermbekleidung mit ihren Nesselkapseln die Mf. Längsmuskelschicht, der andere ist im optischen Längsschnitt dargestellt, so dass die axialen Stützzellen hervortreten. Drz. Spindelförmige Körnchenzellen, die als einzellige Drüsen zu fungiren scheinen.

Fig. 4. Ein Abschnitt des freien Tentakels mit sehr langgestreckten Achsenzellen, 4' Terminalstück des Tentakels mit quirlförmig angeordneten Nesselzellen.

Fig. 5. Gewebe des Polypenleibes. Nw. Nesselwulst im Ektoderm, StL Stützlamelle, En. Blasige Entodermzellen.

Fig. 6. Jüngere und Fig. 7 ältere Medusenknospe mit der ektodermalen Kapselhülle K. Kk. Knospenkern, Ek. Ektodermschicht, En. Entodermbekleidung, der Gefässräume.

Fig 8. Weiter vorgeschrittene Medusenknospe mehr im optischen Längsschnitt, unter Einstellung des Magenrohrs Mr. und zweier Radiärgefässe mit den grossen Tentakelwülsten. Auch die vier Nebententakeln, sowie die Gehörbläschen Ot. sind angelegt. Im Centralraum bewegen sich kleinere und grössere Kügelchen durch die Geiselhaare hin und her getrieben.

Fig. 9. Die Meduse einige Zeit vor dem Ausschlüpfen aus der am Distalabschnitt weit abgehobenen Kapselhülle. Das Ringgefäss Rg. und zwei Radiärcanäle Rc. sind eingestellt, an deren Ende die Tentakelwülste, der eine mit langem Randfaden, T, hervortreten. Im Grunde der Glocke sieht man das lange, noch geschlossene Magenrohr. Nk. Nesselkapseln im Ektodermbelag der Glocke. V. Kerne in den Zellen der Theca.

Taf. II.

Fig. 10. Vom Ammenstöckchen losgelöste Octorchislarve von circa 1 Mm. Durchmesser. T. die beiden perradialen Tentakeln. Tw. die beiden Tentakelwülste

der alternirenden Radialcanäle mit den Spiralcirren Sc. Ot. Otholithenbläschen. NK. Nesselkapseln.

Fig. 11. Dieselbe vom Scheibenrand betrachtet. Vel. das breite Velum. Tw.' Tentakelwulst zweiter Ordnung mit Spiralcirrus.

Fig. 12. Otolithenbläschen mit dem Epithel der Kapselwand.

Fig. 13. Ein Spiralcirrus, circa 300fach vergrössert, mit der Achsenreihe von Stützzellen und dem gekrümmten terminalen Nesselbürstchen.

Fig. 14. Quadrant einer weiter vorgeschrittenen Octorchislarve von circa $1^1/_2$ Mm. Neben den Gehörbläschen sind die Anlagen neuer Tentakelwülste Tw'' sichtbar.

Fig. 15. Quadrant einer älteren Larve von $2^1/_4$ Mm. Durchmesser. Die neu gebildeten Tentakelwülste haben theilweise Spiralcirren entwickelt. Der Magenstiel (MSt.) beginnt im Glockengrund hervorzuwachsen. Mr. Magen oder Mundrohr.

Fig. 16. Quadrant eines etwas späteren Stadiums von circa 3 Mm. Durchm. Der Magenstiel MSt. hat die Länge des Mundrohrs erreicht. Zwischen Gehörbläschen und perradialen Tentakeln sind je ein Randwulst nebst Spiralcirrus entstanden. Die Anlagen zweier neuer Randwülste w treten zur Seite von Tw.' auf.

Fig. 17. Junge tetranemale Octorchis von 4 Mm. Scheibenbreite mit 7 cirrentragenden Randwülsten in jedem Quadranten und den Gonadenanlagen (G.) am Ende des langgestreckten Magenstiels.

Fig. 18. Quadrant einer tetranemalen Octorchis von circa 7 bis 8 Mm. Durchm. mit 15 bis 18 Randwülsten an jedem Quadranten. Die Gonaden des sehr langen Magenstiels enthalten grosse, dem Anschein nach reife Eier, während die Anlagen zu den subumbralen Gonaden (G'.) erst als schmale Streifen der Radiärcanäle auftreten.

Fig. 19. Anlage eines Randwulstes einer jungen Octorchis. Ex. W. Exumbrale Auftreibung nebst Anlage eines Spiralcirrus Sc. S. W. subumbrale Auftreibung mit ektodermaler Nesselkapseln enthaltender Erhebung. Der entodermale Zellenbelag beider Auftreibungen im Umkreis des Ringgefässabschnitts enthält dunkle Körnchen und Concremente.

Fig. 20. Octonemale Octorchis mit 8 Gonaden G. und G.', in natürlicher Grösse.

Taf. III.

Fig. 21. Jüngste Larve von Irene pellucida Will, von hochglockenförmiger Gestalt, etwa $1^1/_2$ Mm. hoch und breit, mit vier perradialen Tentakeln und 8 Gehörbläschen.

Fig. 22. Dieselbe stärker vergrössert, vom Schirmrand betrachtet. MR Mundrohr.

Fig. 23. Aelteres Stadium von 2 bis $2^1/_2$ Mm. Breite mit den ersten Tentakelanlagen und beginnender Magenstiel-Entwicklung.

Fig. 24. Quadranten von sechs aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien derselben Larve von circa $2^1/_2$, 3, $3^3/_4$, $4^1/_4$, $4^3/_4$ und $5^1/_2$ Mm. Scheibendurchmesser. T. perradialer Tentakel. T.' Zwischententakel oder Tentakel zweiter Ordnung. IT. Intermediärtuberkel oder Anlage zum Tentakel dritter Ordnung. NT. Nebentuberkel oder Anlage zum Tentakel vierter Ordnung. Ot. B. Otolithenbläschen. Die Indices bezeichnen die Reihenfolge für die Entstehung.

Fig. 25. Octant einer älteren Larve von 7 Mm. Breite. G. Gonadenanlage. T.'' Tentakel dritter Ordnung aus dem Intermediärtuberkel (Fig. 24) entstanden. Zur Seite des einen zum Intermediärtuberkel gewordenen Nebentuberkels ist ein neues Gehörbläschen Ot. B.^{v} entstanden.

Fig. 26. Halber Octant einer jungen Irene von 12 Mm. Durchmesser mit dem kurzen Tentakel vierter Ordnung T.'''

Fig. 27. Irenelarve von 6 Mm. Breite mit linearen Gonaden.

Fig. 28. Geschlechtsreife Irene pellucida mit ungewöhnlich breitem Magenstiel, nur wenig vergrössert.

Fig. 29. Tentakelwulst bei oberflächlicher Einstellung (a) und etwas stärker vergrössert im optischen Durchschnitt (b). C. Contur, welche die Anheftung des Velums bezeichnet. P. Excretions-Porus des Subumbralwulstes SW. mit den ausgeschiedenen Pigmentkörnchen und Kugeln. En. Entodermverdickung mit pigmentirtem Inhalt der ausscheidenden Zellen (Harnorgane). Ex.W. exumbraler Wulst oder Tentakelanlage.

Fig. 30. Tentakelwulst mit entwickeltem Tentakelfaden und anliegendem Otolithenbläschen. P. Excretions-Porus.

Taf. IV.

Fig. 31. Octonemale Octorchis-ähnliche Timide von circa 5 Mm. Durchmesser mit 16 Gehörbläschen, kurzem Magenstiel und linearen Gonadenanlagen.

Fig. 32. Jüngeres Larvenstadium derselben von $2^1/_2$ Mm. Breite mit 4 Tentakeln, noch ohne Magenstiel. Gonadenanlagen schon vorhanden.

Fig. 33. Dasselbe, schwächer vergrössert, in seitlicher Ansicht.

Fig. 34. Junge tetranemale Larve von Phialidium von $1^1/_2$ Mm. Breite mit 8 Gehörbläschen zu den Seiten der Tuberkel mit bereits vorhandenen Gonaden-Anlagen G.

Fig. 35. Aelteres octonemales Stadium mit 12 Gehörbläschen.

Fig. 36. Etwas grössere Form mit inverser Tuberkelanlage eines Quadranten. Die Gonaden ganz ungleichmässig entwickelt.

Fig. 37. Phialidium mit 12 Tentakeln und vier neuen Tentakelanlagen. Die Gonaden enthalten dem Anschein nach reife Eier.

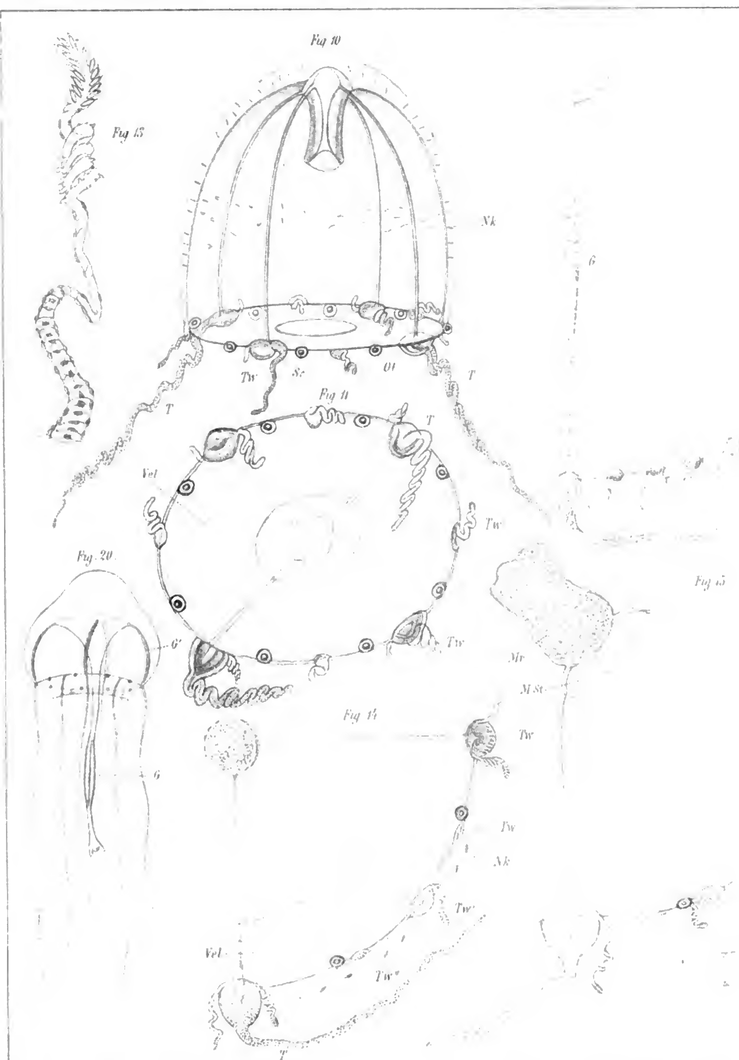
Fig. 38. Phialidium mit 16 Randtentakeln und 20 Gehörbläschen.



Verlag v. Alfred Hölder, k. k. Hof-



...rsitäts-Buchhändler in Wien

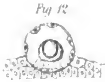


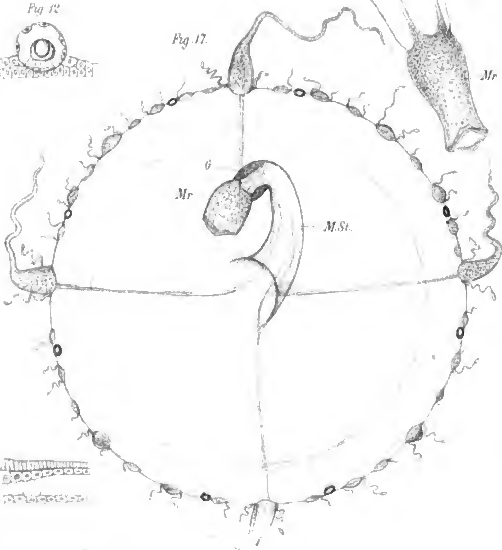
Gez. v. C. Claus, lith. v. Dr. J. Heitzmann

Verlag v. Alfred Hölder, k. k. Hof-u





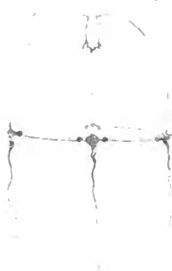






ersitäts-Buchhandler in Wien

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien



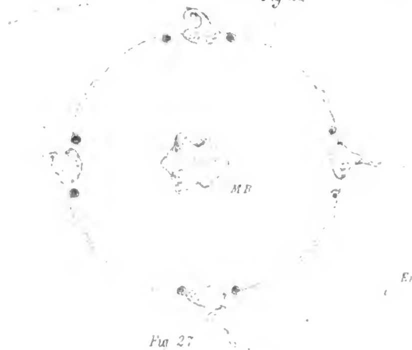
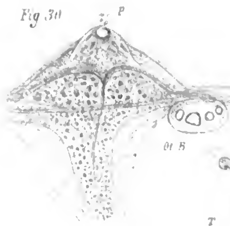




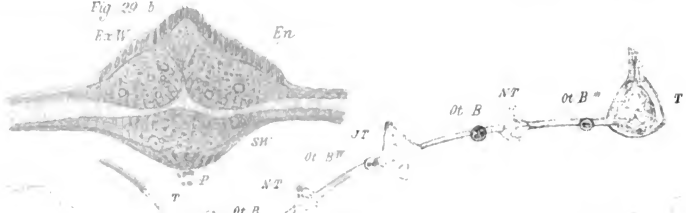
Fig. 27





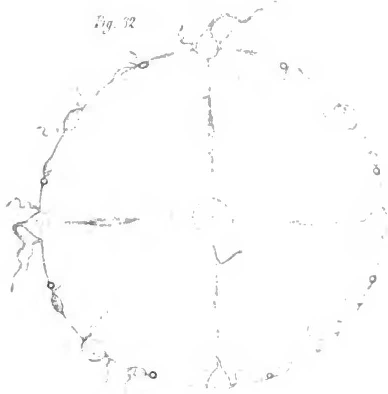


Verlag v. Alfred Hölder k. k. H



...Buchhändler in Wien





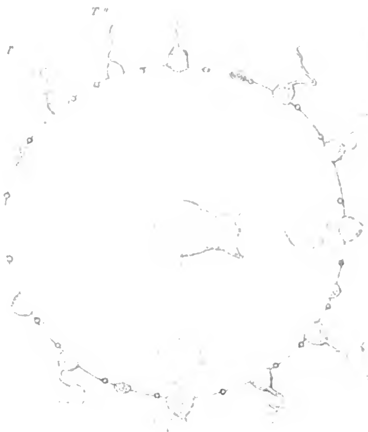


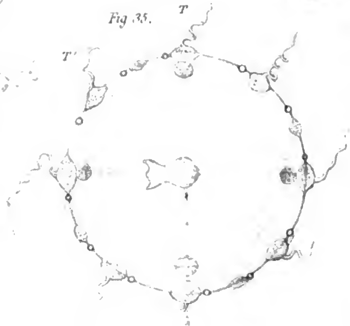


Verlag v. Alfred Hölder, k. k. H









Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.


3 2044 107 213 886



